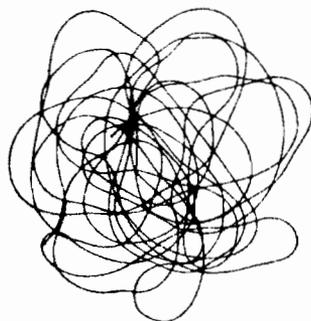


**SYSTEME DE REPRODUCTION ET
AMELIORATION DU Panicum maximum**



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE D'ADIOPODOUMÉ - CÔTE D'IVOIRE

B. P. 20 - ABIDJAN



Décembre 1972

COMMUNICATION AU COLLOQUE DE GENETIQUE DE STRASBOURG

(2 Décembre 1972)

SYSTEME DE REPRODUCTION ET AMELIORATION DU Panicum maximum

(exposé des recherches conjointes de D. COMBES, J. PERNES,
R. RENE-CHAUME, J. RENE)

par J. PERNES

Une des possibilités d'action en amélioration des plantes est la modification systématique du mode de reproduction : transformation d'une plante autogame en allogame (par la stérilité mâle et pour exploiter l'hétérosis), transformation d'une plante autoincompatible en autocompatible (pour la période de fabrication de lignées et d'analyse génétique), transformation d'une allogame en une apomictique (pour fixer l'état hybride). Les conditions de réalisation de cette dernière voie sont analysées à travers l'exemple du Panicum maximum, graminée fourragère intertropicale à haut potentiel de production.

L'exploitation du jeu de la sexualité et de l'apomixie en amélioration des plantes reste encore une perspective d'avenir et son contrôle n'est que très mal connu. Ce travail est donc une contribution à l'analyse de cette voie d'amélioration et en cela dépasse le cadre de la plante étudiée. L'apomixie est très répandue chez les graminées tropicales et des hybrides entre Zea mays et certains Trypsacum (HARLAN (C.V.), PETROV (1972) permettent d'espérer qu'une solution réaliste des problèmes de production des maïs hybrides soit l'apomixie.

Présentation du matériel Panicum maximum (Jacq.)

Ce groupe présente un polymorphisme d'ensemble considérable, s'exprimant sur tous les caractères. La hauteur à floraison varie d'un clone à l'autre de 0,8 m à plus de 4 m, la largeur de feuille de 0,3 cm à 6 cm ; les précocités (temps de floraison à partir de la graine) de 1 mois et demi à plusieurs mois, avec des variations dans les contrôles photo et thermopériodiques. Cette plante est dans la pratique de l'installation des pâturages multipliée végétativement par éclats de **souches** ou plus exceptionnellement par graines. La production fourragère des meilleurs clones atteint actuellement, en culture irriguée, 34.000 unités fourragères par an (plus de 3 fois les meilleurs pâturages européens). Le haut niveau de production réalisable par cette plante permet de supporter des changements radicaux de conception de l'élevage en Côte d'Ivoire. En effet sa productivité rend possible d'envisager de façon rentable un élevage intensif conçu avec irrigation, pâturage contrôlé, **afouragement à l'étable**, bétail de type européen vacciné et ventilé ou même climatisé. Les premiers essais en grande surface faits par l'IEMVT en Côte d'Ivoire sur un clone sélectionné par l'ORSTOM montrent que des charges de 19 UBT (unité bovin tropical) par hectare sont possibles. Les meilleures exploitations extensives par ranching conduisent à des charges de l'ordre de 0,2 UBT par hectare.

Dès lors qu'une plante est de façon non négligeable le support d'une modification économique d'une telle ampleur son amélioration génétique devient primordiale pour assurer 1/ les progrès que des exigences ultérieures de rentabilité imposeront, 2/ les réserves génétiques pour permettre d'établir les résistances aux divers parasites que l'extension de cette culture entrainera inéluctablement, 3/ l'adaptation à des conditions d'exploitation particulières et l'amélioration qualitative du fourrage.

Les éléments biologiques et génétiques sur lesquels reposeront l'amélioration des Panicum sont présentés ici. Ce travail a été intégralement conduit par l'équipe du laboratoire de génétique de l'ORSTOM en Côte d'Ivoire.

Modes de reproduction par graines des *Panicum maximum*

Quelques très rares plantes (découvertes à la suite de prospections faites par COMBES et PERNES (1967, 1969) en Afrique de l'Est) ont un mode de reproduction sexué allogame (avec une autostérilité assez prononcée mais une très grande intercompatibilité). Ces plantes ont pour nombre chromosomique $2n = 16$.

Tout les autres *Panicum maximum*, pour l'ensemble de leur **aire** de dispersion, sont apomictiques facultatifs. La formation des sacs embryonnaires est schématisée dans le graphique I. La double fécondation a lieu dans les formes sexuées; pour les apomictiques seule la fécondation qui donne naissance à l'albumen réussit, la fécondation et carryomixie de l'oosphère n'est qu'exceptionnelle (cf. plus bas). Les formes sexuées ne possèdent qu'un seul type de sacs embryonnaires, ceux réalisés selon la voie du haut de la figure.

Les formes apomictiques ont 25 % de leurs sacs du type sexué mais différentes sources de réduction ultérieure de ce taux conduisent à une descendance dont les proportions sont en moyenne les suivantes :

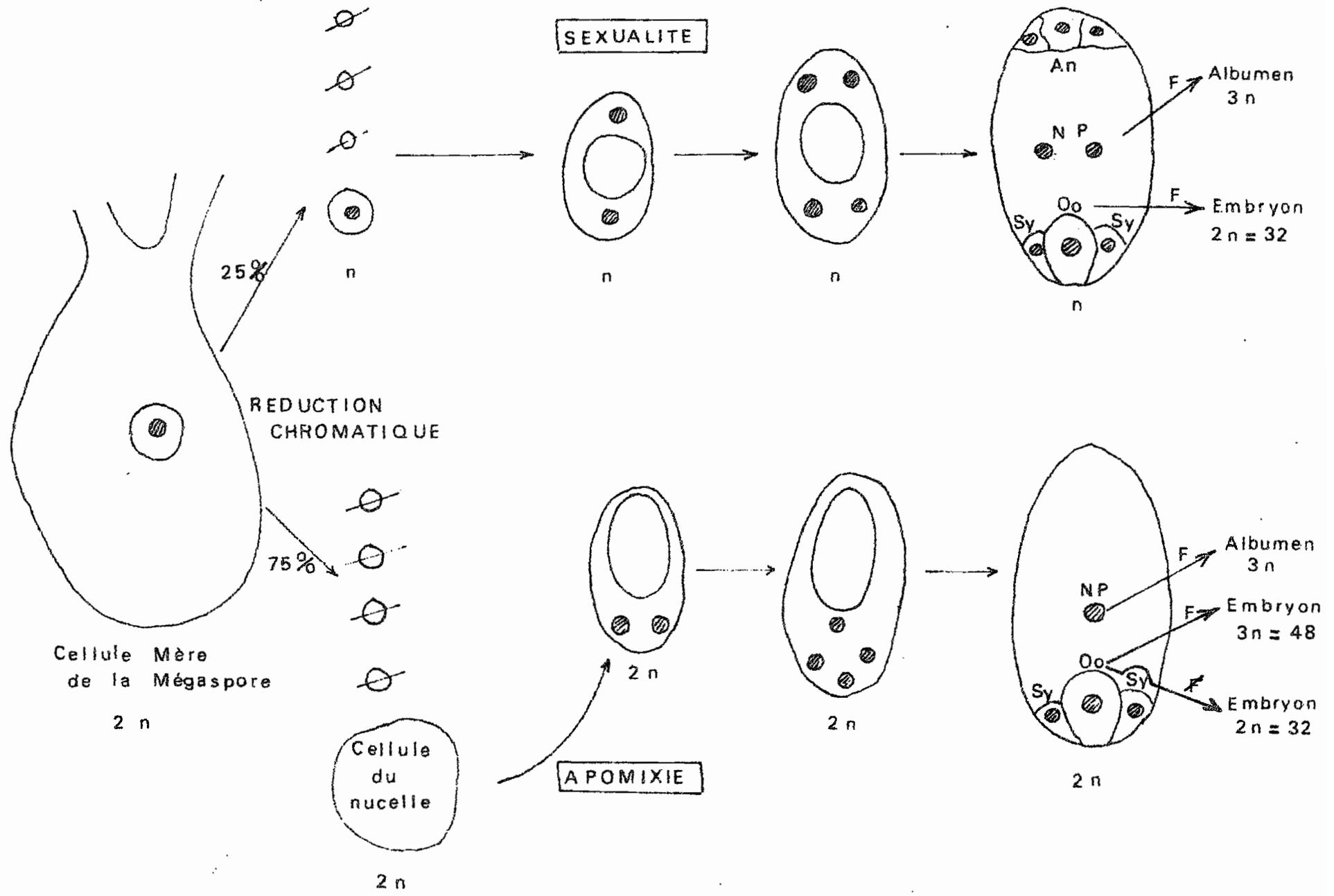
- 97 % de plantes identiques à la plante mère, obtenues par apomixie
- 2 % de plantes à même nombre chromosomique que la plante mère, mais de phénotype différent, obtenues par la voie sexuée (appelés hors-types)
- 1 % de plantes à nombre chromosomique différent de la plante mère (soit des aneuploïdes, soit des euploïdes).

Ces proportions présentent un certain nombre de caractéristiques :

- a. elles sont stables pour un même génotype dans des milieux différents.
- b. elles sont très voisines pour tous les génotypes (sauf pour un groupe précisé plus loin)
- c. elles sont stables à travers les générations successives de hors-types issus par voie sexuée

(le fait d'appartenir aux 2 % de plants hors-types laisse inchangé l'aptitude à donner une descendance du même type d'apomixie facultative, sauf pour un groupe précisé plus loin.)

APOMIXIE FACULTATIVE



Parmi les plantes à nombre chromosomique différent les aneuploïdes correspondent à des pertes ou des gains d'au plus 3 ou 4 chromosomes par rapport au nombre de départ.

Des polyploïdes peuvent être obtenus par la fécondation de l'oosphère non réduite par le gamète mâle réduit. Ainsi partant d'un tétraploïde apomictique $2n = 4x = 32$ on peut obtenir un hexaploïde, également apomictique $2n = 6x = 48$; le même processus permet à partir d'un hexaploïde d'obtenir un $2n = 9x = 72$.

Enfin des polyhaploïdes ont été observés, soit à $2n = 3x$ à partir d'un hexaploïde, soit à $2n = 2x$ à partir de tétraploïdes d'un groupe précisé plus loin.

La série polyploïde obtenue est schématisée par le graphique II.

Dans les conditions naturelles on obtient parfois des plants hexaploïdes et pentaploïdes ; la quasi totalité des plantes sont tétraploïdes, sauf un petit noyau très restreint de diploïdes. La variabilité, considérable et utile, est surtout exprimée dans le niveau tétraploïde.

Couplage de la sexualité et de l'apomixie

Les croisements des formes diploïdes sexuées entre elles ne donnent que des formes sexuées, leurs autofécondations, quand elles sont possibles, également.

La tétraploïdisation artificielle par colchicine des diploïdes sexués donne des tétraploïdes sexués.

Les croisements de tétraploïdes sexués entre eux, et leurs autofécondations quand elles sont possibles ne donnent que des formes sexuées.

Aucun hors-type sexué n'a été obtenu ici à partir de tétraploïdes apomictiques. Cela aurait par contre été trouvé par SMITH (1972).

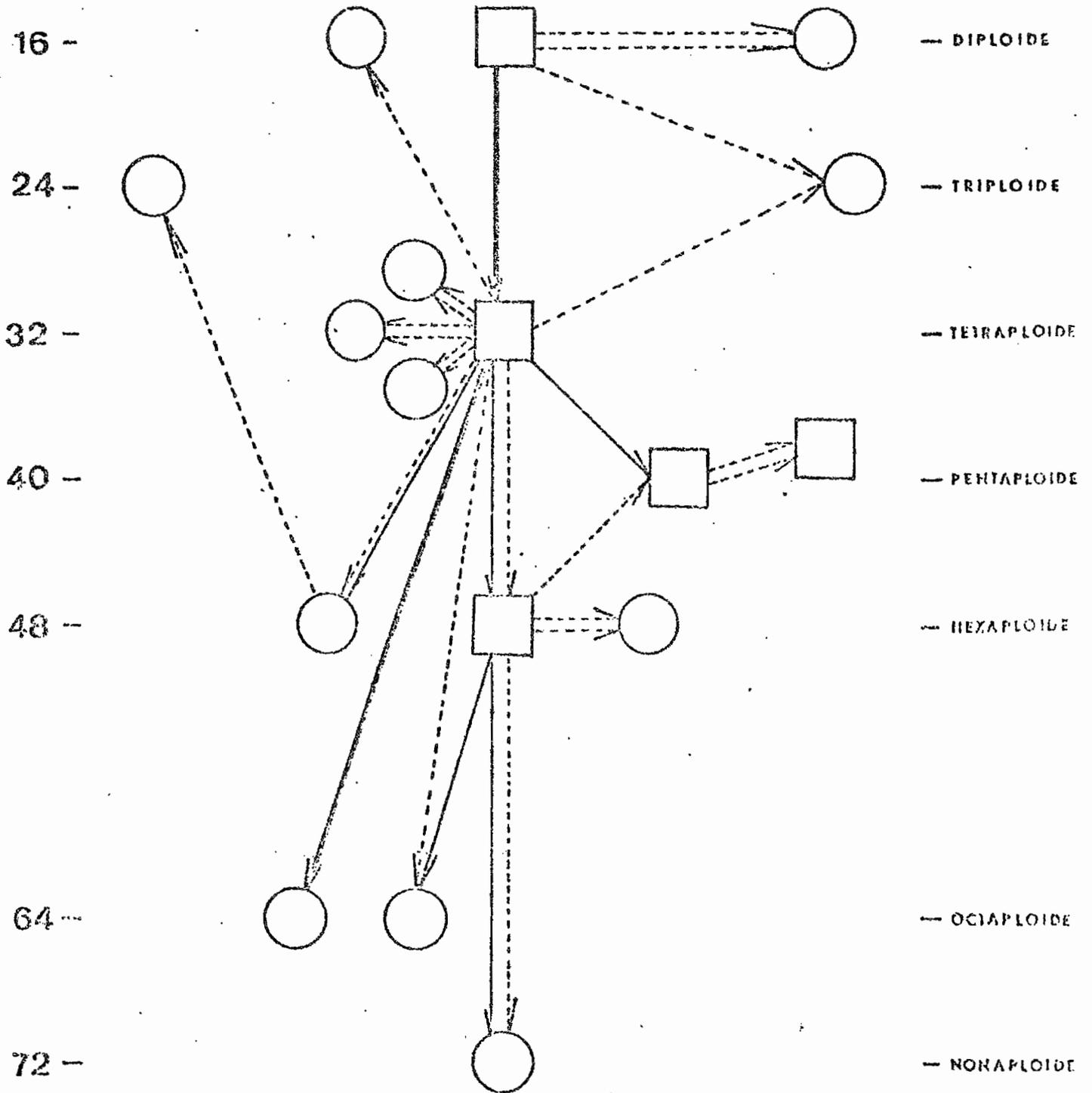
La pollinisation de plantes tétraploïdes sexuées par des apomictiques tétraploïdes donne une descendance d'hybrides dont certains sont sexués et d'autres apomictiques.

L'autofécondation d'hybrides sexués obtenus par croisement (φ sexué \times σ^7 apomictique) est susceptible de faire réapparaître des descendants apomictiques.

NOMBRES
CHROMOSOMIQUES

FIG. 30

Série polyploïde de base $x = 8$ chez les
Maximae du genre Panicum



□ Populations naturelles

○ Descendances

---> Sac embryonnaire ou pollen réduit

-----> Tétraploïdisation naturelle

Ces résultats, difficiles à obtenir car ils portent sur de longues analyses cytologiques des sacs embryonnaires, excluent un déterminisme mendélien simple de l'hérédité de l'apomixie et de la sexualité. Ils apportent cependant ces résultats très nets :

1. La tétraploïdie ne suffit pas à elle seule à entraîner l'apomixie
2. L'apomixie facultative est transmissible par les gamètes mâles.

Nous apporterons deux nouvelles propositions obtenues à partir des observations du groupe particulier déjà plusieurs fois signalé, le groupe des types C.

Les types C sont des hybrides apomictiques entre un phénotype Panicum maximum et un phénotype Panicum infestum *. A partir de certains types C, il a été possible de faire une sélection pour le taux de sexualité, à l'intérieur du mode de reproduction apomixie facultative. Cette sélection a été réalisée à travers des générations successives de hors-types, elle avait échoué sur les autres formes de Panicum maximum où elle avait été essayée. Les taux de sexualité ont ainsi pu être remontés de la valeur initiale de 2 % à une valeur comprise, suivant les génotypes, entre 50 % et 80 %. Ainsi,

3. Il peut exister une certaine variabilité génétique pour le taux de sexualité, et une restauration partielle de la sexualité est possible.

Enfin les types C dont les taux de sexualité atteignent 40 % peuvent donner, avec une fréquence élevée (quelques pourcents) des dihaploïdes (haploïdes de tétraploïdes). 20 dihaploïdes ont été observés ; ils étaient tous stériles. Analysés pour leurs sacs embryonnaires, leur mode de reproduction s'est révélé du type apomictique, mais la stérilité ne permet pas de l'exprimer jusqu'à la formation de graines.

DE WET et HARLAN (1970) sur Botriochloa-Dichantium ont observé un phénomène analogue mais plus complet : dans des situations rigoureusement semblables ils observent deux types de dihaploïdes, les uns sexués et fertiles les autres stériles mais potentiellement apomictiques. De là notre dernière proposition, toute provisoire :

* Panicum infestum est, selon la taxonomie classique, une autre espèce du genre Panicum. P. infestum est à $2n = 32$ et son apomixie facultative est la même que celle de P. maximum. Ces deux espèces sont regroupées dans la section des maximae.

4. Bien que la tétraploïdie n'entraîne pas l'apomixie, il est possible que celle-ci ne puisse s'exprimer cependant qu'en dehors du niveau diploïde. La réunion de l'apomixie et de l'état diploïde frapperait la plante de stérilité.

Schéma évolutif du groupe agamique des maximae.

L'étude des populations naturelles et l'élaboration d'une génétique mathématique des populations à apomixie facultative permet de composer l'évolution des Panicum du groupe des maximae en un système cyclique où les moments fondamentaux ont :

1. Maintien d'un noyau de sexualité à l'état diploïde. Ce pool génique est l'occasion de recombinaisons actives, créatrices de la variabilité qui sera ultérieurement distribuée sous forme apomictique à travers toute l'aire de dispersion du groupe.

2. Mécanisme de transfert de la variabilité de l'état diploïde sexué à l'état tétraploïde apomictique. Un système récurrent s'installe où la tétraploïdie peut être induite par la pollinisation de diploïdes par les tétraploïdes voisins, et l'apomixie, de par son comportement même tel qu'il est analysé par la génétique des populations, élimine la sexualité au niveau tétraploïde.

3. Dispersion et sélection en régime apomictique. Cette phase sans recombinaison se traduit par une sélection rapide et efficace. Grâce à ces trois phases les Panicum séparent les deux composantes de l'évolution : recombinaison (création de variabilité) et sélection. La sélection s'opère de façon continue sur des génotypes et non pas sur des gènes dont la valeur sélective est sans cesse dépendante du contexte génique où ils s'expriment.

4. Réacquisition partielle ou totale de sexualité. : La réunion dans un hybride de formes très différenciées évolutivement peut être l'occasion d'un brassage et d'une recombinaison importante favorisés par une réapparition temporaire de la sexualité (par un taux élevé dans l'apomixie facultative) ou d'un retour par haploïdie à des formes diploïdes nouvelles entièrement sexuées (non encore décelées chez les Panicum). C'est là une phase d'amplification secondaire considérable de la variabilité.

Ce cycle évolutif est directement transposable en un schéma d'amélioration génétique des Panicum.

Etapes de l'amélioration des Panicum

1. Source et création de variabilité

La variabilité est amplifiée par des croisements systématiques (polycross, diallèle) dans les formes diploïdes sexuées et dans les tétraploïdes sexuées. Les premiers résultats de l'analyse diallèle des diploïdes mettent en évidence des variétés importantes d'aptitude générale et d'aptitude spécifique à la combinaison (R. RENE-CHAUME).

La source la plus importante de variabilité sera obtenue par la réalisation d'hybrides systématiques (sous forme de diallèles de groupes) de tétraploïdes sexués pollinisés par les apomictiques. L'analyse génétique des apomictiques ne peut se faire qu'à travers le filtre des tétraploïdes sexués.

La descendance F_2 d'hybrides sexués obtenus par croisement du type (sexué x apomictique) manifeste des disjonctions très importantes et c'est à ce niveau qu'éclate à son maximum la variabilité.

2. Amélioration génétique d'un réservoir massal sexué

La structure finale recherchée est un hybride apomictique. L'amélioration quantitative, dont les objectifs essentiels sont la production de graines et la teneur en matière protéique digestible, se réalisera par transformation de populations tétraploïdes sexuées dans le sens d'une meilleure combinaison avec des catégories déterminées d'apomictiques. Une fois constitués des niveaux tétraploïdes sexués très améliorés il restera à définir les processus d'obtention des meilleures structures hybrides terminales.

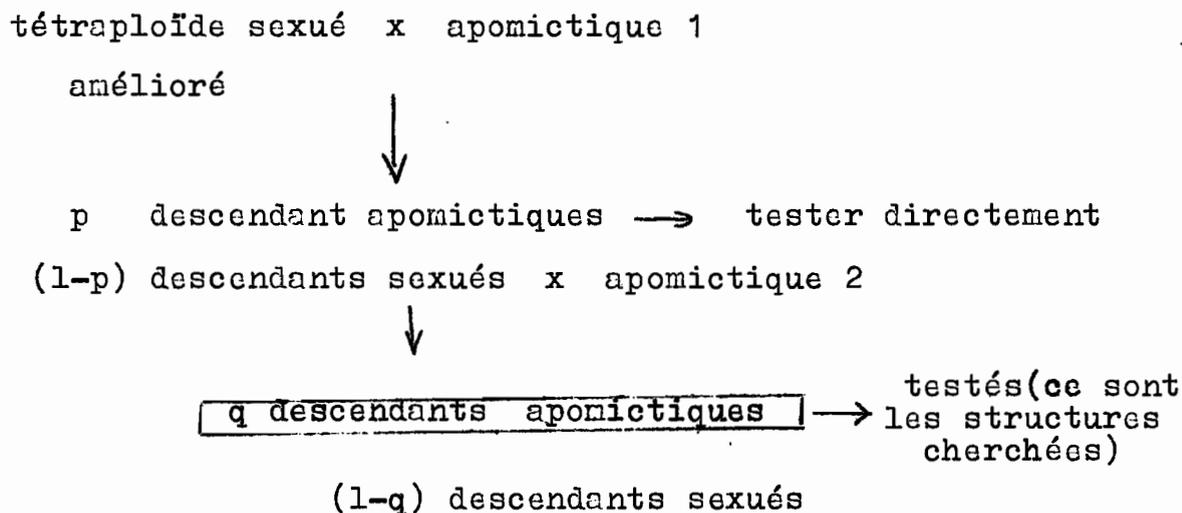
Le programme est largement facilité par le fait que le réservoir massal sexué initial est d'un excellent niveau de production.

3. Obtention des structures hybrides terminales

Deux objectifs sont recherchés :

1. une richesse allélique élevée dans l'hybride
2. une grande fréquence d'apomictiques parmi les hybrides terminaux testés (pour accroître le rendement de l'hybridation).

On peut s'orienter vers la constitution de structures hybrides trois voies dans lesquelles les formes sexuées apportent un bon niveau d'ensemble en combinaison et où deux apomictiques successifs apportent des qualités complémentaires. Le schéma est le suivant :



D'après les informations actuellement disponibles sur l'hérédité de l'apomixie on peut s'attendre à ce que p soit de l'ordre de 50 % et q nettement supérieur à P puisque les descendants sexués de la première hybridation peuvent recéler de façon récessive des caractéristiques héréditaires responsables de l'apomixie.

Un des écueils le plus dangereux de ce programme est la constitution du réservoir massal tétraploïde sexué. En effet si des déterminants génétiques de l'apomixie se trouvent fortuitement introduits dans ce pool, la sexualité disparaîtra progressivement au cours des générations successives. Pour des raisons de sécurité, une sélection parallèle est à réaliser sur un réservoir massal diploïde, pour lequel la sexualité est semblable-t-il protégée par l'état diploïde.

Conclusion

Le chemin peut paraître long pour, de la plante apomictique sauvage aboutir à son programme d'amélioration. Il ne faut cependant pas oublier que chaque étape de l'analyse génétique a été accompagnée par l'obtention de sous-produits d'intérêt pratique.

La phase préparatoire aux prospections s'est traduite par des introductions de clones intéressants (G 23 par exemple).

La phase de prospection, à la recherche des formes sexuées alors inconnues, a apporté outre les diploïdes, des tétraploïdes apomictiques supérieurs aux meilleures formes introduites (K 187 A, K 187 B, K 211, K 221).

L'analyse de l'hérédité de l'apomixie a permis l'obtention d'hybrides qui constituent une nouvelle vague d'amélioration (T2, P4 et d'autres hybrides bons grainiers en cours d'appréciation).

Ainsi l'ensemble de ces recherches a été accompagné d'essais de comportement, d'appréciation de valeurs fourragères, de mises au point de techniques de récolte de graines, de semis, etc..., les études fondamentales et appliquées étant sans cesse indissociables et imbriquées.

BIBLIOGRAPHIE

- D. COMBES (1972). Polymorphismes et modes de reproduction dans la section des Maximae du genre Panicum (Graminées) en Afrique. Thèse de Doctorat es-sciences, Faculté d'Orsay, Paris.
- D. COMBES, J. PERNES (1970). Variations dans les nombres chromosomiques du Panicum maximum Jacq. en relation avec le mode de reproduction. C.R. Acad. Sc. Paris 270, 782-785.
- J.M.J. DE WET, J.R. HARLAN (1970). Apomixis, polyploidy and speciation in Dichantium. Evolution 24, 270-277.
- J. PERNES (1970). Etude du mode de reproduction : Apomixie facultative, du point de vue de la génétique des populations. Travaux et Documents de l'ORSTOM, Paris, 9, 66 p.
- J. PERNES (1972). Organisation évolutive d'un groupe préférentiellement agamique : la section des Maximae du genre Panicum (graminées). Thèse de Doctorat es-sciences, Faculté d'Orsay, Paris.
- J. PERNES, D. COMBES (1970). Incidence des systèmes de multiplication sur la répartition et la variabilité phénotypique du Panicum maximum Jacq. en Côte d'Ivoire. Cahiers de Biologie ORSTOM 14, 13-34.
- J. PERNES, D. COMBES, R. RENE-CHAUME (1970). Différenciation des populations naturelles du Panicum maximum Jacq. en Côte d'Ivoire par acquisition de modifications transmissibles les unes par graines apomictiques d'autres par multiplication végétative. C.R. Acad. Sci. Paris, 270, 1992-1995.
- D.F. PETROV, N.I. BELOVSOVA, E.S. FOKINA, R.M. YATSENKO
L.I. LAIKOVA (1972). Inheritance of the elements of apomixis in hybrids of Maize with Tripsacum. Doklady biological sciences vol. 201, n° 1-6, 710-712.